第38卷 第5期
2021年9月

干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH

Vol. 38 No. 5
Sep. 2021

植物根系水力再分配量及影响因素分析

杨贵森[1,2]， 黄 磊[1]， 杨利贞[1,2]， 陈嘉嘉[1,2]

（1. 中国科学院西北生态环境资源研究院，沙坡头沙漠研究试验站，甘肃 兰州 730000；
2. 中国科学院大学，北京 100049）

摘 要：植物根系水力再分配(Hydraulic Redistribution，HR)指水分在根-土界面水势梯度的驱动下，经由植物根系在土壤不同部位之间的被动传输过程。它是植物根系为了适应土壤水分的空间异质性而形成的一种生理调节对策，不仅能够优化植物对水分的利用，而且对生态系统的地球化学循环过程具有一定影响。因此，开展水分限制环境下HR的研究对深入理解干旱区植物生存的生态水文学机理及其调控对策具有重要的意义。基于此，本文通过回顾和分析HR国内外的最新研究动态及进展，分别从HR的发展历程、在生态水文中的作用、量的大小、普遍性和影响因素进行较为系统的评述。利用数据挖掘在全球尺度上对HR定量化描述，发现HR主要发生在较干旱的乔木植物群落中。此外，HR占蒸腾比例介于3%~79%，平均值为32%；从气候因子、植被特征、土壤特性等方面重点讨论了HR的影响因素，发现干燥指数和土壤质地显著影响HR的量($P<0.05$)。最后，结合全球变化背景下HR面临的新挑战，提出了当前HR研究面临的难点问题及其在生态水文效应中应重点关注的科学前沿问题。本研究为今后HR的研究提供了一定的借鉴。

关键词：植物根系；水力再分配；影响因素；生态水文效应

植物根系水力再分配(Hydraulic Redistribution，HR)是指在根-土界面水势差的驱动下，植物根系将水分从潮湿土壤向干燥土壤运输的过程。包括水分由深层土壤向浅层的提升、浅层土壤向深层的运移及在水平方向上的侧向运输[1]。1929年，Magistad等[2]通过对田间作物生长的观测，提出植物根系可能有释放水分的功能，之后他们在实验室对小麦(*Triticum aestivum*)幼苗进行了分根实验，发现当干燥层土壤的含水量临近萎蔫点时，根系能够将湿润土壤层的水分吸收运输到干燥土层并将其释放到土壤中，使干燥土层的含水量增加[3]。类似的现象在对玉米(*Zea mays*)的试验中也有发现[4]。Jensen等[5]将这种现象称作"水分吸收与释放"或"水分逆向运输"。这一现象Mooney等[6]的研究结果也给予支持，他们认为植物夜间对地下水的重新吸收和释放能够为第二天蒸腾作用提供水分。1987年，Richards等[7]在野外监测自然生长状态下三齿蒿(*Artemisia tridentata*)根系周围的土壤水势日动态，再次证实了深层土壤水分可以通过根系提升并被释放的现象，并首次将这种现象定义为水力提升(Hdraulic Lift，HL)。HL存在的进一步证据是利用同位素示踪技术，发现三齿蒿深层根系吸收水分后释放到浅层土壤中而被相邻植物沙生冰草(*Agropyron desertorum*)吸收[8]。至此，HL的探索成为植物生理生态学和生态水文学研究领域关注的一个科学前沿问题[9]。

1998年Burgess等在[10]西澳大利亚地中海气候区采用热脉冲的方法对银桦(*Grevillea robusta*)和赤桉(*Eucalyptus camaldulensis*)根系中的液流流量和方向进行监测。结果发现上层土壤湿润而底层土壤干燥的情况下，水分会沿着根系由上层土壤向深层流动或侧向运输，并将这种现象定义为向下水力再分配(Downward Hydraulic Redistribution，DHR)。据此，他们建议以"Hydraulic Redistribution"取代"Hydraulic Lift"。同一时期，Schulze等[11]在美国的卡拉哈里沙漠用同位素示踪技术监测了灌木(*Acacia haematoxylon*)、小乔木(*Acacia erioloba*)和3种多年生草本植物阿氏针茅(*Stipagrostis amabilis*)、钝性

收稿日期：2020-06-01； **修订日期：**2020-07-20
基金项目：国家自然基金项目(41977420，41671076)；宁夏回族自治区重点研发计划项目(2021BEG02009)
作者简介：杨贵森(1992-)，男，陕西榆林人，硕士，主要从事干旱区恢复生态学研究. E-mail: yangguisen@lzb.ac.cn

针茅(*Stipagrostis obtuse*)、花心(*Centropodium glauca*)根系吸水模式,同样观测到当表层土壤湿润后由根系将水分向深层运输的现象。这一发现使HR研究又迈出了新的一步,到目前为止,全球已有超过120种植物HR的现象被发现[12],尤其是干旱、半干旱区,HR的作用更明显,意义更大。国内HR的研究起步较晚,如沙打旺(*Astragalus adsurgens*)[13]、内陆河流域胡杨(*Populus euphratica*)[14]、柽柳(*Tamarix chinensis*)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)[15]等。HR的早期研究主要集中在干旱-半干旱区,之后逐步扩展到季节性干旱的湿润半湿润区,研究的植物涉及乔木、灌木、草本等。

1 HR在生态水文中的作用

HR一般发生在土壤生态系统中物质和能量交换最频繁、最活跃的根土交错区域[16],它是植物根系对土壤水分空间异质性的一种双向调控。HR能有效增加干燥土壤的含水量,维持根系细根的活力,根系水力传导率,微生物活性,促进养分吸收,可在一定程度上改变水分供给的时空差异格局,在调节生态系统水分平衡,促进养分循环,提高群落地上同化效率,改善地下生态环境等方面发挥重要作用[17]。最新研究表明,HR可能影响植物群落净初级生产力及植被分布格局;在全球范围内,HR可能影响水文过程和生物地球化学循环,并最终对气候产生影响[18]。

综上,HR潜在的生态学意义日益成为研究者关注的重点,主要包括以下几个方面:(1) HR将湿润层土壤水分向上运移到土壤的干燥层,为旱季植物的蒸腾作用提供一定水分并有效提高光合速率[15],增加碳收益,提高生物量[8,19-20]。对一些牧草(*Phleum pratense*)的有机质分解、土壤氮素循环有一定的影响[17]。(2) 将深层土壤水提升到浅根区,缓解浅层水分的竞争[21],影响群落组成和分布格局[22],同时避免干旱胁迫[23-24]。(3) 润湿营养丰富的浅层土壤,维持微生物活性(包括菌根)或刺激微生物活动来增加提高养分吸收[25-27]。在旱季分明的农业区,HR可能对N_2O排放发挥重要作用[28]。(4) 有助于延长细根的寿命和根毛的活动,保持干土中的根-土接触[29]。在干旱条件下,HL有利于植物根系向营养丰富的斑块中生根发育,保证养分的捕获,维持植物的性状[30]。深层和浅层根系之间的水通过内部HR转移,延缓了浅层土壤含水量的耗竭,减少干旱期间植物根系栓塞的发生[31]。(5) 把浅层土壤水输送到更深层的土壤中使其不易蒸发,具有一定储水功能[32-33]。对用于土地复垦的草本植物和其他植物物种的建立和生长有潜在的益处[26]。

由于不同生态系统植被、土壤和气候的差异,HR对生态系统的生态过程和水文过程的影响取决于它的时间和规模。如果HR贡献了植物蒸腾所需水分的比例较高,那么在蒸腾作用较强的生态系统中,HR的直接水文效应将会很大。相反,HR作用对植物蒸腾需水贡献的比例很小,则可能不会产生直接的、显著的水文影响。此外,众多研究表明,在生长季,少量HL对植物生理生态过程的作用非常显著。可以减少干旱期间植物根系栓塞的发生[5];影响微生物活性和养分有效性。所以,从长期来看,HR发生很可能会产生大的、景观级的水文效应[1]。

2 HR的数量、分布及对植物蒸腾需水的贡献

HR的普遍性和幅度是所有研究者关注的科学问题,数量的多少决定了其生态意义显著与否。研究表明HR因物种和环境条件的差异而不同。Neumann等[1]的研究结果显示:HL的大小变化范围非常大,从巴西热带稀疏草原最小的0.04 $mm\cdot d^{-1}$[34]到新英格兰糖枫树(*Acer saccharum*)的1.30 $mm\cdot d^{-1}$[35],平均为0.30 $mm\cdot d^{-1}$。DHR在0.2~1.7 $mm\cdot d^{-1}$之间变化,平均为1.0 $mm\cdot d^{-1}$。也有研究表明,对于有蒸腾作用的生态系统,向上HR的大小占蒸腾量的比例在2%~80%之间,平均为15%;对于亚利桑那州的一个生态系统,研究者记录了向下的HR并获得季节性蒸腾速率,结果表明,向下HR的总量大约占干季蒸腾总量的11%~49%[36],平均大小为43.0%。而模型模拟的HR大小在0.1~3.2 $mm\cdot d^{-1}$变化,平均为0.9 $mm\cdot d^{-1}$,占蒸腾的比例为2%~143%,平均为43%[1]。由此表明,HR大小在不同的生态系统之间差异显著,变化范围跨越2个数量级。HR大小的测定和模拟计算对环境条件变化较为敏感,影响HR大小的因素有测定方法、模拟方法及测量误差等多方面。

如图1所示,本研究从400篇(1900—2018年)

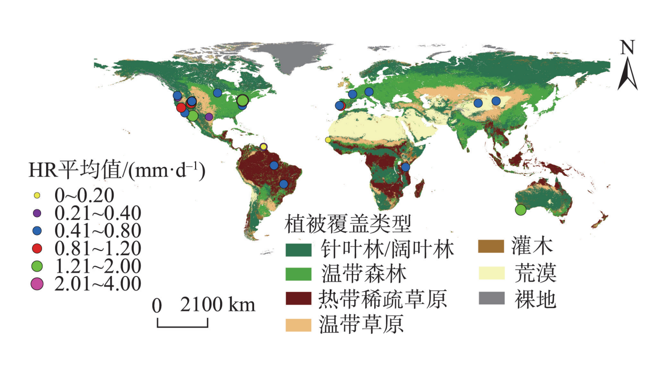


图1 47个HR研究区位分布图

Fig. 1 Location distribution map of 47 HR studies

已发表的HR相关论文中筛选出35篇包含47个研究区域，对论文进行数据挖掘、整理和分析。本研究所选的文章中均报道了某区域不同植物种HR的数量大小及其影响因素和生态水文效应。分析了全球范围内不同植物群落中HR量的大小及分布区域，研究表明，大多数HR的研究位于北美、南美和欧洲，对非洲、亚洲和南极洲的观测较少。此外，HR的研究主要分布在较干旱的乔木植物群落中，这可能由于乔木相较于灌木和草本对水分的竞争更强，所以HR的量相对较大，便于测量。HR在温带森林及荒漠中的量整体高于北方针叶林或阔叶林及温带草原。本研究结果将在大尺度上对HR定量化描述，主要反映了不同陆地生态系统之间的变异性，强调了不同研究地点和物种之间的差异。

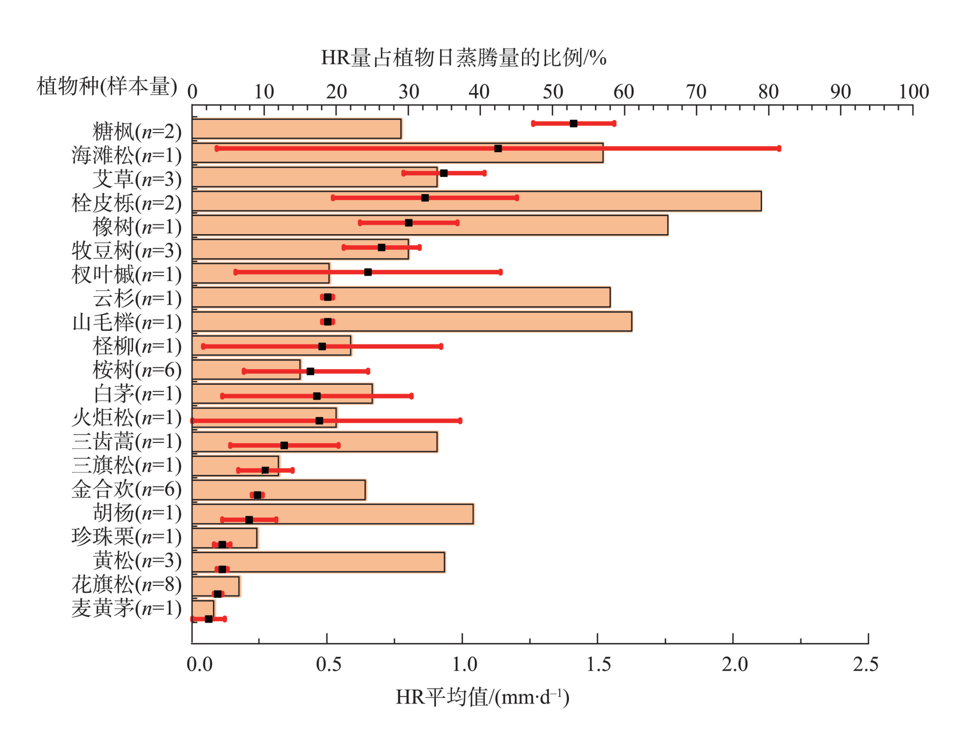
由图2可知，不同植物种HR占蒸腾的比例差异明显，已有研究证实的21种植物种HR占蒸腾比例介于3%～79%，平均值为32%。其中最小的是黄茅属，HR占蒸腾比例只有3%，可能因为该植物主要分布在热带和亚热带地区，一年生草本植物，根系较浅且生长区水分比较充足；最大的是英国栎属，HR的日平均量占日蒸腾量的79%，这对于缓解旱季水分胁迫，维持栎属健康生长发挥非常重要的作用。

3 HR的影响因素分析

HR只有在特定的条件下才能发生，同一地区不同物种，甚至同一物种在不同的条件下HR的发生与否或大小也存在差异。首先，植被特征是影响HR过程的关键因素，其次，气候因子、土壤特性及地下水均会影响HR的量。

3.1 气候因子

气候对HR的影响主要通过影响降水量和蒸散发实现的。近一个世纪以来，全球变暖正在加剧水文循环过程，气候模型预测全球降水格局发生明显变化，极端干旱出现的频率和幅度都会增加。特别



注：黑色方块表示HR量平均值，红色误差棒为95%置信区间；橙色柱状表示HR量占植物蒸腾比例。

图2 HR量及其占植物日平均蒸腾比例

Fig. 2 The amount of HR and its percentage of average daily transpiration of plants

是干旱、半干旱地区，较强的蒸发能力及较少的降水量使多数植物面临季节性干旱胁迫。HR被认为是解释旱生植物、长根植物和地下水来源植物耐旱性的潜在机制。一个地区气候的干燥程度会直接影响土壤水分含量，这将在长时间尺度上对植物的适应性机制产生影响[37]。本研究中利用各样本的研究区多年平均降水量与潜在蒸发量的比值作为干燥指数，分析了野外研究测定HR量与干燥指数的关系(图3)。拟合函数发现，随着干燥指数的增加，HR均值先增加后减少(R^2=0.476，P＜0.001)。这表明，降水量与潜在蒸发量的比值在一定条件下，HR的发生才会达到最适条件。相反，在土壤环境极度干旱或湿润条件下，不利于HR的发生。

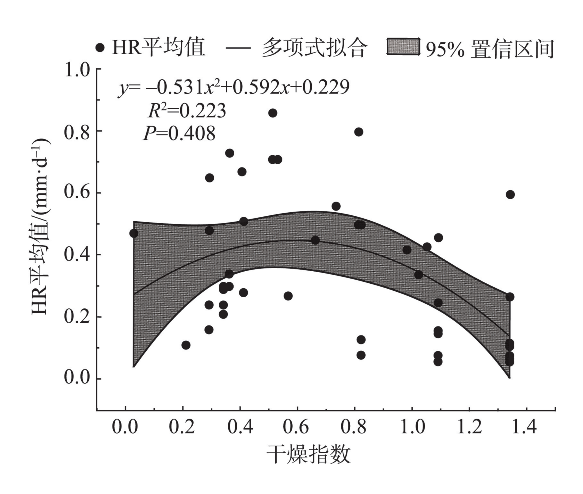


图3 干燥指数与HR量的关系

Fig. 3 The relationship between aridity index and HR

3.2 植被特征

(1) 根系的分布特征

同一生态系统中，根系形态、密度、表皮对水分穿透的阻力都会对HR产生影响，不同植物根系分布模式，HR有显著差异[8]。Scholz等[33]比较了9种具有不同根系结构的共生种HR的能力，发现3种常绿树种都没有发生HR现象，因为它们的根系主要分布在深层土壤中，浅层根系较少，植物从深层土壤中吸收水而不发生HR；而3种落叶和3种短落叶植物的浅侧根系比较发达，因此都发生HR现象。同样，Hultine等[38]证实了根埋较深的植物种HR现象非常弱。而绒毛白蜡和胡桃，具有双态根系系统，均可以发生HR。并且HR随着根系分布的不对称性的增加而增加。也有研究表明降雨过后，魁核桃的根系表现出HR作用，但将所有的表层侧根损伤后，HR现象突然停止[27]。而且HR的发生还要求根系的存活状态，能够将再分配的水输送到干燥土壤中。一项横跨干旱半干旱区沙丘生境的3种橡树HR的研究结果表明，栓皮栎(*Quercus variabilis*)不发生HR，由于栓皮栎表层土壤中细根死亡，导致根与土壤接触少，因此根与土壤的接触和水力传导能力的丧失限制了细根向土壤释放水分。相比之下，在沙下和沙丘陵生境发现的两个物种在干表层土壤和重新分布的水中根系死亡率较低[22]。根系的电导率也会影响HR的大小。Warren等[39]观察针叶林中的HR的季节性变化趋势，发现HR的季节变化与土壤水势梯度和根系电导损失百分比随旱季干旱程度和栓塞的积累而增加。同样，Domec等[40]也发现，在干旱的夏季结束时，太平洋西北部的花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)和黄松(*Pinus ponderosa*)的根系比老树的根系更容易凝结，而老黄松在降雨时根系功能的恢复速度要快于年幼的黄松。所以，植物种个体的年龄也会影响HR的大小。

(2) 储水能力

植物的电容与土壤含水量、水势均存在显著的相关性，它可能会抑制HR的幅度和模式。研究表明，植物枝条的吸水能力受枝条的电容(植物本身储水能力)大小的影响。由于白天蒸腾作用消耗掉植物自身储存的水量，相对于土壤含水量来说，植物的电容可以视为一个强大的蓄水池，到了夜间，通过深层湿润土壤中水分HR，重新填充植物储水。在热带区树木中，植物内部蓄水量占每日用水总量百分比约为16%~33%[41]。此外，Yu等[25]对胡杨(*Populus euphratica*)根系通过原位测量的研究表明木质部、茎叶等补水可能抑制HR。因此，植物电容能与干燥层土壤通过根系竞争从湿润土层中获取水分，与HR争夺地下水资源，潜在地限制了HR。

(3) 衰老和休眠

衰老和休眠的植物蒸腾作用受限，但根系可以持续高效进行HR作用。研究发现休眠的牧豆树的主茎连续数周保持着持续的逆向树液流动[36,38]；巴西塞拉多树落叶休眠时，逆向树液流动呈现增强趋势[33]；犹他州开始衰老的旱雀麦(*Bromus tectorum*)HR现象明显提高[42]。然而，Lee等[19]在2005年的一项区域模拟试验中并没有发现衰老植被可以进行HR。在他们的模型中支撑HR发生的基本条件，即土壤根系的最大电导率是由植物的叶面积指数决

定的。所以在区域尺度模型模拟中也进一步证实了植物的衰老和休眠会对HR产生较大的影响。事实上,衰老和休眠植物对HR影响的研究案例目前还相对较少,其普遍性和内在机理需要更多的实证研究去证实。

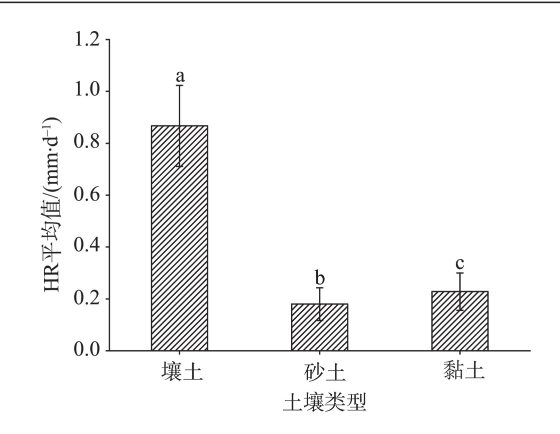
3.3 土壤特性

(1) 土壤水分

HR发生的基本条件是土壤水势梯度,土壤水分状况直接影响HR。多项野外试验研究表明,土壤表面干湿度会限制HR的发生,当浅层水势降低至0.4~0.8 MPa时,HL才发生。数值模拟研究发现,长期以来,亚马逊森林中部HR增加了旱季蒸腾的平均值,但在极端干旱年份,HR对水分的耗竭加速,旱季后期可利用的水分减少,从而使旱季末期的蒸腾量大幅减少[22]。此外,Siqueira等[43]利用模型进一步证明,土壤水分含量处于中等湿润程度时,砂土中HR的能力较低,而在壤土中则较高。也有研究表明,当降水量达10 mm时,魁核桃(*Juglans regia*)HR量占蒸腾量的10%~15%,而当降水量增加到22 mm时,HR量占蒸腾量的30%~60%[38]。由此可见,HR量的大小与土壤含水量直接相关,但不同类型的土壤,HR发生的土壤水势或含水量临界值的研究目前相对较少,未来研究方向应结合不同生态系统类型土壤质地和含水量的差异开展模型和实证相结合的研究。

(2) 土壤质地

土壤质地影响HR的潜在大小,沙越厚的土壤促进的HR越少。然而,到目前为止,生态系统内不同土壤类型间的HR比较还很有限。采用方差分析比较了不同土壤类型HR的大小与土壤质地的关系,结果发现HR的平均值在壤土中显著高于砂土和黏土(图4,$P < 0.05$)。这可能是由于壤土中的含沙量、土壤颗粒大小、渗透性、保水性均介于砂土和黏土之间,更有利于HR的发生。研究结果与其他学者的研究一致,如在莫哈韦沙漠多个地点进行的研究发现,随着土壤中沙粒含量的增加,HR的发生频次降低[44]。而控制试验研究表明,砂质土壤能够降低棉花的HR上升频率[45],及大豆幼苗重新分配水分的速率[46]。Prieto等[47]研究了智利和西班牙干旱生态系统灌木,并利用一组保水曲线计算出在相同的水势变化下,沙质土壤释放和吸附的水比质地较细的土壤少。而在模拟试验中砂土比细土促进



注:不同小写字母表示差异显著,$P < 0.05$。

图4　不同土壤类型HR量差异比较

Fig. 4　Comparison of the amount of HR in different soil types

的向上HR量更小[43]。此外,土壤质地可以通过根系与土壤电导率、土壤水分之间的特定纹理关系对土壤HR产生影响。利用模型降低土壤根系电导率,发现HR下降。这种减少机制可能是土壤的电导率随着土壤去饱和而降低[48],这种降低在结构粗糙的砂质土壤中发生的更快[49];而在质地较粗糙的土壤中,根系与土壤可能更难充分地接触,因为土壤中容易产生较大的充满气体的孔隙[50];也有研究指出根系电导率随着根系在干土中的空化而降低,较粗的土壤比较细的土壤含水量更少。所以土壤质地与电导率对HR的发生产生影响,其影响机制仍需探索。

3.4 地下水

研究发现糖枫树表现为HR,可以穿透土壤脆磐层(美国土壤分类诊断层之一),并在地下水位中建立了根系。正是这些根系吸收了地下水,在夜间将其重新注入浅层土壤中,利于糖枫树度过干旱季。新英格兰糖枫树每天水力提升的量超过1 mm,其能够利用土壤50 cm脆磐层以下的连续水源——地下水[35,51]。其次,地下水对东非伞刺[52]和葡萄牙南部的橡树(*Quercus palustris*)的HR影响也很大[43]。Ryel等[20]利用模型对山艾模拟的研究发现,在100 d的干旱周期内,地下水提供HR的水量平均每天为0.2 mm。深根区土壤含水量高是由于HR导致蒸腾作用大幅度增加的必要条件。所以,在土壤沙化程度较高的生态系统中,植物根系对地下水的获取非常重要。因为沙化土壤不能有效保水,导致无雨季植物水分利用受限,影响植物的生长发育。

此外,HR的研究除野外观测实验外,利用模型

模拟来确定HR量的研究案例也较为广泛[34]。因此,模型的选择以及不同模型对植物根系及根土壤电导率的敏感性也会影响其测量的大小。建模有助于分析难以测量的且比较敏感的物种HR的大小。但在实际研究中,HR测定受模型敏感性的影响也不可忽略[1]。

4 存在的问题及展望

当前,HR的研究已从最初特定区域单一植物的现象描述上升为多生态系统类型复杂的机理模拟,研究的深度和广度不断突破。大量研究验证了HR现象在不同类型生态系统中存在,并尝试解释这一过程的内在机制、对生态水文过程产生的影响以及与其它地学模型的耦合效应。然而,这些研究较为零散,回顾HR研究进展及其现状,HR未来的研究仍然面临如下一些挑战。

4.1 重视不同测定方法相结合对HR大小的研究

HR的普遍程度和量的大小是研究者关注的科学问题,数量的多少决定了其生态水文意义的显著与否。尽管已有的研究证实了很多植物种都具有HR功能。目前,HR测定方法中,采用最多的是土壤水分法,这种方法可直接测定土壤水分的变化,能够定性描述某种植物是否具有水分再分配作用,估算出HR的范围及数量。但在实际操作中很难区分出所测的土壤含水量是真正的土壤含水量还是根系含水量[17],所以此方法难以精确计算。如果能结合同位素示踪法,其测定结果可能更加有说服力[35]。同位素示踪法和茎流法在测定过程中对植物根系都有一定的损伤,会对试验的结果产生一定的影响。此方面的研究报道相对较少,有待近一步探索。由此可见,任何单一的观测方法都可能存在缺陷,且由于各种观测结果之间缺乏系统的比较,造成HR大小的测定结果存在不确定性。因此,采用多种方法对HR大小的测定仍将是未来该领域研究的重点。与此同时,对HR定量化研究及评估HR量对整个生态系统的重要性较为系统的研究还很缺乏。

4.2 加强HR发生机理的研究

水分在土壤-植物-大气连续体(SPAC)中流动的速度和方向取决于各系统之间的水势梯度。根系吸水还是释水发生的首要条件是土壤和根之间的水势存在异质性。在SPAC内,水分总是从高水势运动到低水势。已有的研究表明,根系水势会高于根系周围最干燥的土壤水势[31],而目前没有发现植物的根系内存在有抑制水分回流到土壤的组织。那么根系内吸收的水分将有可能沿水势梯度流入水势更低的土壤中。所以,大多数研究者认为HR是基于水势梯度的水分运移过程,当土壤中存在一定的水势差时,相比于土壤层自然渗透作用,植物根系对湿润土层水分的吸收经根系传导至干燥土壤层的释放更具优越性。因此,HR可能是SPAC系统对水分空间异质性优化的一种媒介。此外,也有学者从植物进化的角度来看待这一现象。认为根土之间形成了适应植物不同生长阶段与不同土壤时空变异环境下内在的协调和调控机制,是土壤与根系间水分、养分及能量过程与根系本身的生理生态过程的耦合机制。HR是植物根系面临水分胁迫根土系统实现其功能的表现之一。然而,这些解释目前均未被证实,还需要通过更多的试验验证。因此,HR发生的机理是该领域未来研究的难点,在全球变暖背景下,从多技术、多学科交叉层面出发,深度剖析HR发生机理是生态水文学的重要研究内容,尤其对于理解干旱半干旱区植物水分关系、种间关系和耐旱机理等具有重要的理论和现实意义。

4.3 开展HR对陆地生态系统功能和关键过程影响的研究

已有的研究表明,HR可以改善表层土壤水分状况,提高根际土壤微生物、酶和菌根的活性和功能,促进有机物质的分解、硝化和矿化等过程,最终提高土壤养分的有效性[28]。虽然,目前已经初步认识到HR对生态系统的碳、氮、磷等元素的生物地球化学循环及土壤养分有效性具有重要的影响,但是对其影响机理的整体认识水平依然比较低。如何在自然条件下定量研究HR对土壤生物多样性、酶活性以及碳、氮、磷等关键元素的生物地球化学循环的影响是我们面临的又一个重要挑战,同样需要开展更多的探索性试验研究。此外,近期的研究表明,在湿润地区,浅层土壤的HR及其对季节性随机干旱的响应,HR可能是土壤水分动态和相关保水/蓄水的重要决定因素等方面仍然有待进一步验证。

4.4 拓展HR模型耦合的研究

以往的研究中HR模型仅仅用于其量的大小测

定,很少有学者将HR模型应用到其他研究领域。近期Wang等[17]将HR模型耦合到通用陆面过程模式CLM4.5,并以亚马逊流域为例进行数值模拟试验,探讨HR对生态系统陆地碳水通量模拟的影响并取得了较好的研究结果。考虑到HR对土壤水分和土壤-植物相互作用的影响可能比预计的更为复杂,探索HR模型与其它水文模型和地表模型耦合的研究不可忽视,如全球地下水资源量的评估模型、植被水分利用效率计算模型、植物水源分析、氮沉降等的结合研究,有助于从根本上理解植物用水模式及其对大规模地表水和能量平衡的影响。

参考文献(References):

[1] Neumann R B, Cardon Z G. The magnitude of hydraulic redistribution by plant roots: A review and synthesis of empirical and modeling studies[J]. New Phytologist, 2012, 194(2): 337–352.

[2] Magistad O C. Plant and soil relations at and below the wilting percentage[J]. Technique Bulletin of Arizona Agriculture Experiment Station, 1929, 25. https: //hdl. handle. net/10150/190526.

[3] Molz F J, Peterson C M. Water transport from roots to soil[J]. Agronomy Journal, 1976, 68(6): 901–904.

[4] Granier A. Evaluation of transpiration in a douglas-fir stand by means of sap flow measurements[J]. Tree Physiology, 1987, 3(4): 309–320.

[5] Jensen R D, Taylor S A, Wiebe H H. Negative transport and resistance to water flow through plants[J]. Plant Physiology, 1961, 36 (5): 633–638.

[6] Mooney H A, Gulmon S L, Rundel P W, et al. Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* the northern Atacama desert[J]. Oecologia, 1980, 44(2): 177–180.

[7] Richards J H, Caldwell M M. Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by artemisia tridentata roots[J]. Oecologia, 1987, 73(4): 486–489.

[8] Caldwell M M, Richards J H. Hydraulic lift: Water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots[J]. Oecologia, 1989, 79(1): 1–5.

[9] Yan J, Zhang D, Liu J, et al. Interactions between CO_2 enhancement and N addition on net primary productivity and water-use efficiency in a mesocosm with multiple subtropical tree species[J]. Global Change Biology, 2013, 20(7): 2230–2239.

[10] Burgess S S O, Adams M A, Turner N C, et al. The redistribution of soil water by tree root systems[J]. Oecologia, 1998, 115(3): 306–311.

[11] Schulze E D, Caldwell M M, Canadell J. Downward flux of water through roots (ie inverse hydraulic lift) in dry Kalahari sands[J]. Oecologia, 1998, 115(4): 460–462.

[12] Jackson R, Sperry J S, Dawson T E. Root water uptake and transport: Using physiological processes in global predictions[J]. Trends in Plant Science, 2000, 5(11): 482–488.

[13] 薛小红, 牛得草, 傅华, 等. 沙打旺根系提水作用及其机理研究[J]. 西北植物学报, 2007, 27(11): 2269–2274. [Xue Xiaohong, Niu Decao, Fu Hua, et al. Studies on mechanism of hydraulic lift by *Astragalus adsurgens*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2007, 27(11): 2269–2274.]

[14] 鱼腾飞, 冯起, 司建华, 等. 胡杨根系水力再分配的模式、大小及其影响因子[J]. 北京林业大学学报, 2014, 36(2): 22–29. [Yu Tengfei, Feng Qi, Si Jianhua, et al. Patterns, magnitude and controlling factors of hydraulic redistribution by *Populus euphratica* roots[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2014, 36(2): 22–29.]

[15] 朱丽, 黄刚, 唐立松, 等. 梭梭根系的水分再分配特征对其生理和形态的影响[J]. 干旱区研究, 2017, 34(3): 638–647. [Zhu Li, Huang Gang, Tang Lisong, et al. Root internal hydraulic redistribution and its effects on the physiological form and plant growth of *Haloxylon ammodendron*[J]. Arid Zone Research, 2017, 34(3): 638–647.]

[16] Belnap J, Hawkes C V, Firestone M K. Boundaries in Miniature: Two examples from soil[J]. BioScience, 2003, 53(8): 739–749.

[17] Wang Y Y, Jia B, Xie Z, et al. Impacts of hydraulic redistribution on eco-hydrological cycles: A case study over the Amazon basin [J]. Science China-Earth Sciences, 2018, 61(9): 1330–1340.

[18] Prieto I, Armas C, Pugnaire F I. Water release through plant roots: New insights into its consequences at the plant and ecosystem level[J]. New Phytologist, 2012, 193(4): 830–84.

[19] Lee J E, Oliveira R S, Dawson T E, et al. Root functioning modifies seasonal climate[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2006, 102(49): 17576–17581.

[20] Ryel R J, Caldwell M M, Yoder C K, et al. Hydraulic redistribution in a stand of *Artemisia tridentata*: Evaluation of benefits to transpiration assessed with a simulation model[J]. Oecologia, 2002, 130(2): 173–184.

[21] Lee E, Kumar P, Barrongafford G, et al. Impact of hydraulic redistribution on multispecies vegetation water use in a semiarid savanna ecosystem. An experimental and modeling synthesis[J]. Water Resources Research, 2018, 54(6): 4009–4027.

[22] Wang G. Assessing the potential hydrological impacts of hydraulic redistribution in Amazonia using a numerical modeling approach [J]. Water Resources Research, 2011, 47(2): 2528–2539.

[23] Kizito F, Dragila M I, Senè M, et al. Hydraulic redistribution by two semi-arid shrub species: Implications for Sahelian agro-ecosystems[J]. Journal of Arid Environments, 2012, 83(2): 69–77.

[24] Yu K L, Odorico P D. Climate, vegetation, and soil controls on hydraulic redistribution in shallow tree roots[J]. Advances in Water Resources[J], 2014, 66(2): 70–80.

[25] Yu T F, Feng Q, Si J, et al. Depressed hydraulic redistribution of roots more by stem refilling than by nocturnal transpiration for,

Populus euphratica, Oliv in situ measurement[J]. Ecology and Evolution, 2018, 8(5): 2607-2616.

[26] Zhang W Q, Zwiazek J J. Hydraulic redistribution in slender wheatgrass (Elymus trachycaulus Link Malte) and yellow sweet clover (*Melilotus officinalis* L.): Potential benefits for land reclamation[J]. Agronomy, 2018, 8(12): 20-30.

[27] 刘美珍, 孙建新, 蒋高明, 等. 植物-土壤系统中水分再分配作用研究进展[J]. 生态学报, 2006, 26(5): 256-263. [Liu Meizhen, Sun Jianxin, Jiang Gaoming, et al. Hydraulic redistribution in plant-soil systems[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(5): 1550-1557.]

[28] Fu C S, Lee X H, Griffis T J, et al. Influences of root hydraulic redistribution on N_2O emissions at AmeriFlux Sites[J]. Geophysical Research Letters, 2018, 45(10): 5135-5143.

[29] Meinzer F C, Brooks J R, Bucci S, et al. Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting woody vegetation types[J]. Tree Physiology, 2004, 24(8): 919-928.

[30] Prieto I, Armas C, Pugnaire F I. Hydraulic lift promotes selective root foraging in nutrient-rich soil patches[J]. Functional Plant Biology, 2012, 39(9): 804-812.

[31] Prieto I, Ryel R J. Internal hydraulic redistribution prevents the loss of root conductivity during drought[J]. Tree Physiology, 2014, 34(1): 39-48.

[32] Burgess S S O, Adams M A, Bleby T M. Measurement of sap flow in roots of woody plants: A commentary[J]. Tree Physiology, 2000, 20(13): 909-913.

[33] Scholz F G, Bucci S J, Goldstein G, et al. Biophysical and life-history determinants of hydraulic lift in Neotropical savanna trees[J]. Functional Ecology, 2008, 22(5): 773-786.

[34] Scholz F G, Bucci S J, Hoffmann W A, et al. Hydraulic lift in a Neotropical savanna: Experimental manipulation and model simulations[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2010, 150(4): 629-639.

[35] Emerman S H, Dawson T E. Hydraulic lift and its influence on the water content of the rhizosphere: An example from sugar maple, Acer saccharum[J]. Oecologia, 1996, 108(2): 273-278.

[36] Scott R L, Cable W L, Hultine K R. The ecohydrologic significance of hydraulic redistribution in a semiarid savanna[J]. Water Resources Research, 2008, 44(2): 717-723.

[37] Muler A L, Van Etten E J B, Stock W D, et al. Can hydraulically redistributed water assist surrounding seedlings during summer drought?[J] Oecologia, 2018, 187, 625-641.

[38] Hultine K R, Williams D G, Burgess S S O, et al. Contrasting patterns of hydraulic redistribution in three desert phreatophytes[J]. Oecologia, 2003, 135(2): 167-175.

[39] Warren J M, Meinzer F C, Brooks J R, et al. Hydraulic redistribution of soil water in two old-growth coniferous forests: Quantifying patterns and controls[J]. New Phytologist, 2007, 173(4): 753-765.

[40] Domec J C, King J S, Noormets A, et al. Hydraulic redistribution of soil water by roots affects whole-stand evapotranspiration and net ecosystem carbon exchange[J]. New Phytologist, 2010, 187(1): 171-183.

[41] Scholz F C, Bucci S J, Goldstein G, et al. Temporal dynamics of stem expansion and contraction in savanna trees: Withdrawal and recharge of stored water[J]. Tree Physiology, 2008, 28(3): 469-480.

[42] Leffler A J, Peek M S, Ryel R J, et al. Hydraulic redistribution through the root systems of senesced plants[J]. Ecology, 2005, 86(3): 633-642.

[43] Siqueira M, Katul G, Porporato A, Onset of water stress, hysteresis in plant conductance, and hydraulic lift: Scaling soil water dynamics from millimeters to meters[J]. Water Resources Research, 2008, 44(1): 358-366.

[44] Yoder C K, Nowak R S. Hydraulic lift among native plant species in the Mojave Desert[J]. Plant and Soil, 1999, 215(1): 93-102.

[45] Wang X, Tang C, Guppy C N, et al. The role of hydraulic lift and subsoil P placement in P uptake of cotton[J]. Plant and Soil, 2009, 325(1-2): 263-275.

[46] Schipper B, Schroth M N, Hildebra D C, Emanation of water from underground plant parts[J]. Plant and Soil, 1967, 27(1): 81-91.

[47] Prieto I, Kikvidze Z, Pugnaire F I. Hydraulic lift: Soil processes and transpiration in the Mediterranean leguminous shrub *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss[J]. Plant and Soil, 2010, 329(1-2): 447-456.

[48] Genuchten V M A. Closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated Soils[J]. Soil Science Society of America Journal, 1980, 44(5): 892-898.

[49] Bristow K L, Campbell G S, Calissendorff C. The effects of texture on the resistance to water movement within the rhizosphere[J]. Soil Science Society of America Journal, 1984, 48(2): 266-270.

[50] Li Y, Xu H U, Cohen S. Long-term hydraulic acclimation to soil texture and radiation load in cotton[J]. Plant Cell and Environment, 2005, 28(4): 492-499.

[51] Dawson T E. Hydraulic lift and water use by plants: Implications for water balance, performance and plant-plant interactions[J]. Oecologia, 1993, 95(4): 565-574.

[52] Ludwig F, Dawson T E, Kroon H D, et al. Hydraulic lift in Acacia tortilis trees on an East African savanna[J]. Oecologia, 2003, 134(3): 293-300.

Analysis of the magnitude and influencing factors of the hydraulic redistribution of plant roots

YANG Guisen[1,2], HUANG Lei[1], YANG Lizhen[1,2], CHEN Jiajia[1,2]

(1. Shapotou Desert Research and Experiment Station, Northwest Institute of Eco-Environmental Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, Gansu, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The concept of hydraulic redistribution of plant roots (HR) refers to the passive transmission of water between different parts of the soil via plant roots, driven by the water potential gradient at the root-soil interface. It is a physiological regulation strategy employed by plant roots in order to adapt to the spatial heterogeneity of soil moisture. Not only can it optimize the use of water by plants, but it has also a certain impact on the ecosystem's geochemical cycle. Therefore, the study of HR under water- limited environments is of great significance to understand in depth the ecological hydrological mechanism of plant survival in arid areas and its control strategies. Based on these observations, this paper reviews and analyzes the latest trends and progress in HR research at home and abroad, and compiles a more systematic review encompassing the developmental history of HR, its role in eco- hydrology, its magnitude, universality, and influencing factors. Using data mining to quantitatively describe HR on a global scale, it was found that HR mainly occurs in drier tree plant communities; in addition, HR accounts for 3%−79% of the transpiration process, with an average of 32%. Through the analysis of climatic factors, vegetation andsoil characteristics, and other aspects considered as HR influencing factors, it was found that the aridity index and soil texture have a significant impact on HR (P<0.05). Finally, combined with the new challenges faced by HR in the context of global change, the difficulties faced by current HR research and the frontier issues of science that should be focused on in the ecohydrological effect are proposed. Our study provides some reference for future HR research.

Keywords: Plant roots; hydraulic redistribution; influencing factors; eco-hydrological effect